



University of Groningen

Het thermoregulatiegedrag bij vissen

Kuiper, J.D.

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1988

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Kuiper, J. D. (1988). Het thermoregulatiegedrag bij vissen. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Samenvatting

In aansluiting op het uitgebreide onderzoek van de thermoregulatie bij zoogdieren ontstond de behoefte naar proefdieren met een 'eenvoudiger' thermoregulatiesysteem. In dit proefschrift wordt gerapporteerd over een onderzoek van het thermoregulatiegedrag bij vissen.

Anders dan bij zoogdieren is de lichaamstemperatuur van vissen geheel afhankelijk van de omgevingstemperatuur. Uit experimenten, waarbij de vissen geconditioneerd werden op een thermisch signaal, blijkt dat deze in staat te zijn om kleine temperatuursverschillen (in de grootte-orde van 0.05°C .) waar te nemen. Electrofysiologische experimenten laten zien, dat cellen in het diencephalon van vissen gevoelig zijn voor veranderingen in de temperatuur. Bij zoogdieren zijn in een overeenkomstig deel van de hersenen, de hypothalamus, vergelijkbare cellen aangetroffen. Dit is een aanwijzing dat vissen mogelijk over een overeenkomstig neurale mechanisme voor thermoregulatie beschikken als zoogdieren.

In een temperatuurgradiëntopstelling kiezen vissen een bepaalde temperatuur, de preferentietemperatuur. Deze is hoger dan de acclimatietemperatuur. Bij hogere acclimatisatietemperaturen kiest de vis de 'final preference temperature' (fig. 1.6.1). Het temperatuurstraject waarin de vis dit temperatuurselectiegedrag uitvoert is groot: $5-10^{\circ}\text{C}$. (fig. 1.6.2 en fig. 1.6.3). Na het aanbrengen van kleine laesies in het preoptische gebied van het diencephalon voeren vissen geen temperatuurselectiegedrag meer uit. Dit deel van de hersenen van belang is dus betrokken bij het uitvoeren van het gedrag. Uit deze literatuurgegevens kon geen conclusie getrokken worden over hoe het temperatuurselectiegedrag tot stand komt. Bij sommige auteurs is er twijfel of er een relatie is tussen het gedrag en de temperatuur in de opstelling. Roberts (19..) betwijfelt zelfs of vissen over een echt thermoregulatiesysteem beschikken. Volgens deze opvatting wordt de vis in een temperatuurgradiëntopstelling geconditioneerd worden op andere dan thermische signalen. Op een grote verandering in de temperatuur zou de vis reageren met een vlucht- of 'escape'-reactie. Daartegenover staat de opvatting van verschillende andere onderzoekers, dat vissen in principe over een overeenkomstig thermoregulatiesysteem beschikken als zoogdieren. De conclusie van het in hoofdstuk 1 beschreven literatuuronderzoek is dat het onduidelijk is of vissen in de tot nu toe gebruikte experimentele opstellingen een thermoregulatiegedrag uitvoeren.

Aan het einde van dit hoofdstuk wordt de probleemstelling geformuleerd en worden criteria genoemd waar het gedrag van de vis moet voldoen wil het geïnterpreteerd kunnen worden als een thermoregulatiegedrag. Als

Samenvatting

het dier bij het gedrag een neurale referentie gebruikt zal deze bepaald worden door celbiologische processen, die temperatuurafhankelijk zijn. Daarom werd besloten om de bovengrens van de temperatuur, waaraan de vis werd blootgesteld, te fixeren op 20° C.

In hoofdstuk 2 wordt vermeld welke vissoorten onderzocht zijn. Bij de meeste experimenten is de graskarper gebruikt. De experimenten zijn uitgevoerd met een geautomatiseerde shuttleboxopstelling (fig. 2.3.1). De experimentele methode wordt uiteengezet in §2.3. De vissen zijn geacclimatiseerd bij 20° C; deze temperatuur is lager dan de preferentietemperatuur. Bij het begin van het experiment werd het compartiment waarin de vis zich bevond gefixeerd op 20° C. (de bovengrenstemperatuur) en het andere compartiment op 15° C. Na verloop van een voor de vis random wachttijd werd het nu nog warme compartiment gekoeld en het ander compartiment snel verwarmd tot 20° C. Op het moment dat de vis door een opening in het tussenschot van het ene naar het andere compartiment overzwom werd de tijd en de temperatuur in beide compartimenten gemeten en vastgelegd en werd een nieuwe cyclus gestart (fig. 2.6.1). Aan het slot van dit hoofdstuk worden enkele suggesties gedaan voor verfijningen van de experimentele opstelling.

Verschillende basale aspecten van het gedrag van de vis in de opstelling worden in hoofdstuk 3 beschreven. Alle vissen zwommen tijdens het koelen van het compartiment over naar het andere. De frequentie waarmee de vis overzwom in de wachttijd, dus voordat het compartiment gekoeld is, geeft aan hoe snel een naïve vis leert op een daling van de temperatuur te reageren (fig. 3.2.1). Na 24 uur zwemt het dier in minder dan 10% van passages over in de wachttijd over naar het andere compartiment. De verdeling van temperatuurdrempel (d.i. de temperatuuordaling nodig om de vis naar het andere compartiment te doen overzwemmen) heeft een Gaussisch karakter (fig. 3.3.1). De gemiddelde temperatuurdrempel is in de grootte-orde van 1° C. Deze drempelwaarde is factor 20 hoger dan de minimale drempel gemeten tijdens experimenten, waarbij gebruik gemaakt werd van een voorwaardelijke reflex. De grootte van de temperatuurdrempel blijkt onafhankelijk te zijn van de lengte van de wachttijd (tabel 3.4.1, fig. 3.4.1) en daarmee werd uitgesloten dat er tijdens de experimenten een 'tijdsdruisuur' was opgetreden.

Het temperatuursverschil tussen de compartimenten op het moment van overzwemmen is van invloed op de daarop volgende temperatuurdrempel. Als dit verschil negatief is, de daarop volgende temperatuurdrempel meestal groter is (tabel 3.6.3). Aannemelijk gemaakt kon worden, dat het gedrag van de vis in de opstelling niet gebaseerd is op een 'escape'reactie.

De variantie van de gemiddelde temperatuurdrempel is gerelateerd aan het moment van de dag (fig. 3.7.1). 's Nachts is de variantie kleiner dan overdag (tabel 3.7.1). Dit is een aanwijzing, dat het gedrag van

de vis door externe factoren beïnvloed wordt.

Terwijl er bij geconditioneerde experimenten dikwijls habituatie optreedt, was dit bij het thermoregulatiegedrag niet het geval. Dit is een aanwijzing dat het gedrag dat de vis in de opstelling uitvoert, overeenkomt met het natuurlijke gedrag.

Bij een uitgebreidere analyse van de resultaten bleek, dat vissen een minimale tijd, in de grootte-orde van 15 sec., nodig hebben om te reageren op het dalen van de temperatuur (fig. 3.10.3, tabel 3.10.1).

Bij een deel van de passages (3 tot 20%) zwemt de vis naar het ander compartiment voordat het koelen gestart is. Deze passages worden aangeduid als een spontane passages. Een groot deel van deze spontane passages heeft het karakter van een vergissing.

Uit de experimenten, waarbij het 'warmtelek' via de opening tussen de compartimenten afwezig was en de beide compartimenten vanaf dezelfde temperatuur gelijktijdig gekoeld werden, blijkt dat de vis primair reageert op het dalen van de temperatuur (fig. 3.12.1 en fig. 3.12.2).

In hoofdstuk 4 worden de effecten van het verhogen en verlagen van de bovengrenstemperatuur (de temperatuurstap) op het gedrag van de vis in de opstelling onderzocht. Geconcludeerd wordt, dat vissen mogelijk beschikken over interne referentie'temperatuur'. Tevens blijkt, dat de aanpassing aan een hogere temperatuur volgens op een andere wijze tot stand komt dan het acclimatiseren aan een lagere temperatuur.

De effecten van twee ontkoppelaars van de oxidatieve fosforylering op het gedrag van de vis in de shuttleboxopstelling worden in hoofdstuk 5 geanalyseerd. Uit dit onderzoek blijkt, dat het mogelijk is met farmacologische middelen het gedrag te beïnvloeden. Aan het slot van dit hoofdstuk worden verschillende hypothesen geopperd om deze effecten te verklaren.

Hoofdstuk 6 geeft de resultaten van een onderzoek naar de relatie tussen de opeenvolgende temperatuurdrempels. Veel vaker dan men op grond van het toeval zou verwachten komen grote en kleine temperatuurdrempels altemnerend voor. Er is dus een relatie tussen de succesievelijke drempelwaarden. Bij verdere analyse bleek dat de vis bij het uitvoeren van het gedrag in de shuttlebox als het ware 'zig-zagt' tussen twee (temperatuur)grenswaarden. Deze bevindingen zijn een ondersteuning van de gedachte, dat bij het tot stand komen van dit gedrag een decisiemechanisme betrokken is. Na het toedienen van diazepam, een stof die bij mensen een kalmerend effect heeft, werden conform de verwachting deze (temperatuur)grenswaarden groter. De betrokkenheid van een decisie-eenheid bij het tot standkomen van dit gedrag is hiermee waarschijnlijk gemaakt. Tenslotte is bij één vis het effect van een verschil in de bovengrenstemperatuur van de beide compartimenten onderzocht. Uit dit experiment blijkt de verdeling van

Samenvatting

de vertrektemperaturen in beide compartimenten gelijk te zijn ondanks een het verschil in de bovengrenstemperatuur (fig. 6.5.4). Dit kan alleen verklaard worden als de vis over een interne referentie'temperatuur' beschikt.

In hoofdstuk 7 worden de analyses van de experimenten geëvalueerd en geconcludeerd wordt dat vissen in de opstellingen een thermoregulatiegedrag uitvoeren.

Op basis van de verkregen experimentele gegevens wordt een model voor het thermoregulatiegedrag bij vissen opgesteld (fig. 7.1.2). Aan de hand van literatuurgegevens wordt onderzocht of de in hoofdstuk 4 beschreven effecten van een temperatuurstap verklaard kunnen worden met een verstoring van het decisiemechanisme. De voorlopige conclusie is, dat de decisie-eenheden minder gevoelig zijn voor temperatuursveranderingen. Indien dit juist is kunnen de resultaten beschreven in hoofdstuk 4 toegeschreven worden aan een verstoring van in de decisie-eenheden.

In het laatste deel van dit hoofdstuk worden de resultaten van experimenten met andere vissoorten beschreven. De zilverkarpers voerden in de opstelling geen thermoregulatiegedrag uit. Dit heeft er waarschijnlijk mee te maken dat deze vissen onder natuurlijke omstandigheden in een school voorkomen. Het solitaire verblijf in de opstelling zou het gedrag zo ingrijpend verstoren, dat een natuurlijke reactie niet meer mogelijk is. De overige vissen, karper, goudvissen en forel voeren wel een thermoregulatiegedrag uit. Op dezelfde wijze als in hoofdstuk 6 voor de graskarper is aangetoond kon ook de karper een interne referentie'temperatuur' plausibel gemaakt worden.

Aan het slot van dit hoofdstuk worden de perspectieven voor verder onderzoek gegeven.